

PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО
СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ СССР

НАУЧНЫЕ ДОКЛАДЫ

ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ
НАУКИ**

4

ЗООЛОГИЯ**О ПОЛОЖЕНИИ СЕМЕЙСТВА НЕОЕРНЕМЕРИДАЕ В СИСТЕМЕ
ОТРЯДА ПОДЕНОК (ЕРНЕМЕРОПТЕРА)**

О. А. Чернова

Общая система отряда поденок (Ephemeroptera) — деление его на семейства и надсемейства — до сих пор еще недостаточно выяснена. Не говоря уже о незначительности палеонтологических данных, самое серьезное затруднение при изучении системы поденок возникает вследствие глубоких различий в экологии и строении личинок и крылатых фаз. Личинки поденок обладают исключительно разнообразными приспособлениями к обитанию в самых различных условиях. При этом наблюдаются многочисленные случаи параллельного возникновения сходных приспособлений у представителей разных групп. Сходство, т. е. параллелизм, в развитии поденок является помехой при выяснении родственных отношений крупных систематических категорий, так как может привести к неправильному заключению о филогенетическом родстве.

Первоначальная систематическая схема отряда основывалась на установленных Итоном (A. Eaton, 1883—1888) группах. Такова была классификация Ульмера (G. Ulmer, 1920); она всецело исходила из особенностей строения одних крылатых фаз; несколько семейств в ней распределялось среди трех подотрядов.

Полученные затем новые данные вызвали необходимость дополнения и изменения схемы Ульмера. Возникли две классификации отряда, существенно отличающиеся друг от друга: американские авторы Эдмундс и Травер (G. Edmunds and J. Traver, 1954) при составлении классификационной схемы основываются исключительно на современной фауне, тогда как бельгийский энтомолог Демулен (G. Demoulin, 1958) использует и палеонтологические данные. Однако, помимо этого различия в подходе, авторы по-разному относятся и к оценке тех или других особенностей строения личинок и крылатых фаз, что приводит их к неодинаковым заключениям о взаимоотношениях групп.

В частности, имеются расхождения в оценке систематического положения семейства Neoephemerae. Рассмотрению этого вопроса и посвящается наша статья.

Семейство Neoephemerae представлено шестью видами двух родов (Neoephemera McD. и Neoephemeroptera Ulm.) и по своей малочисленности и неясному положению в системе отряда до некоторой степени аналогично редкому голарктическому семейству Behningiidae. Неясность положения Neoephemerae в системе обуславливается сходством крылатой фазы по жилкованию крыльев и строению генитальных придатков с крылатой фазой Potamathidae и Ephemerae, в то время как строение личинки внешне чрезвычайно напоминает таковое у широко известного рода Caenis (Caenidae). Семейство Neoephemerae было установлено совсем недавно (B. Burks, 1953), до этого оно считалось подсемейством (J. Needham, J. Traver and Y. Hsu, 1935).

Почти все виды Neophemeridae распространены в Голарктике. Четыре вида Neophemera распространены в Северной Америке, от юго-востока Канады до Мичигана на запад и далее к югу в юго-восточных штатах и во Флориде. Пятый вид Neophemera известен из Европы (Франция и Литва). Особый род Neophemeropsis, представленный одним видом, известен с крайнего юга Азии (Ява, Суматра и Борнео). Впервые в 1871 г. Жоли (E. Joly, 1871) описал из Франции личинку, назвав ее *Caenis maxima*. Итон (1883—1888) и Лестаж (J. Lestage, 1917) обсуждали строение этой личинки и с сомнением отнесли ее к роду Tricorythus. Имагинальная фаза оставалась неизвестной. После Жоли этот вид в Европе не находили и перестали упоминать его в фаунистических списках. Возможно, что он и вымер в Западной Европе.

В 1925 г., т. е. более чем через 50 лет, в Канаде был описан (J. McDunnough, 1925) по крылатой фазе новый род и вид под названием *Neophemera bicolor*. Личинка канадского вида оставалась неизвестной, так что связь этой поденки с описанным Жоли европейским видом не была выяснена.

В 1931 г. с юго-востока Северной Америки был описан Травер (J. Traver, 1931) второй вид *Oreianthus purpureus*; позднее оказалось, что род *Oreianthus* является синонимом *Neophemera* (B. Burks, 1953). В этой же работе Травер показала, что личинка, описанная Жоли, принадлежит к роду *Oreianthus*. Таким образом, впервые было установлено действительное положение в системе этого европейского вида. Стало ясно, что эта поденка обладает личинкой типа Caenidae, тогда как крылья и гениталии имаго имеют строение, сходное со строением представителей Potamanthidae и Ephemeridae. Травер предложила для данной формы новое подсемейство Neophemerinae и поместила его рядом с Potamanthidae и Ephemeridae, основываясь на имагинальном сходстве.

Затем два вида *Neophemera* — *N. compressa* и *N. youngi* — были описаны Бернером (L. Berner, 1956) из Флориды и Джорджии. В его работе рассматриваются все североамериканские виды *Neophemera* вообще.

Второй род данной группы был установлен Ульмером при изучении поденок Зондских островов; по личиночной и взрослой фазам им был описан новый род и вид *Neophemeropsis caenoides* (G. Ulmer, 1939). Ульмер поместил его в семейство Potamanthidae. Описывая *Neophemeropsis*, Ульмер провел сравнение с родом *Neophemera*. На основе его и других данных мы составили следующую таблицу для различения обоих родов.

Имаго

- | | |
|--------|--|
| 1. (2) | Поперечные жилки в вершинной части костального поля крыла ветвятся; крылья вытянутые, с большим количеством поперечных жилок. В заднем крыле после медиального развилка три или большее число жилок. Генитальные форцепсы четырехчлениковые. Парацерк длинный у обоих полов <i>Neophemera</i> McDunnough. |
| 2. (1) | Поперечные жилки в вершинной части костального поля переднего крыла не ветвящиеся. Крылья более широкие и короткие, с меньшим числом поперечных жилок. В заднем крыле после медиального развилка не более трех жилок. Генитальные форцепсы двухчлениковые*. Парацерк короткий <i>Neophemeropsis</i> Ulmer. |

* Ульмер имел лишь самца субимаго, т. е. фазу, у которой половые придатки недоразвиты и укорочены. Возможно, что два маленьких конечных членика не были видны.

Личинки

1. (2) Третий членик максиллярного и лабиального щупиков немного короче второго членика . . . *Neophemera* McDunnough.
2. (1) Третий членик максиллярного щупика в два раза длиннее второго . . . *Neophemeropsis* Ulm.

Последняя находка представителя *Neophemeridae*, спустя почти 90 лет после описания Жоли, снова была сделана в Европе, в Литве. В притоке реки Меркис были собраны личинки и имаго, а затем из взрослых личинок в лаборатории были выведены имаго (Р. Казлаускас, 1959). Этим поденок автор отнес к роду *Neophemera* и к виду *N. taxima* Joly. Данный вид имеет ряд отличий от североамериканских видов, и его систематическое положение еще подлежит подробному анализу.

Итак, мы видели, что в процессе изучения видов *Neophemeridae* они были отнесены к разным семействам:

1. На основании описания лишь одной личинки — к *Caenidae* (E. Joly, 1871).

2. При описании одного лишь имаго — к *Ephemeridae* (J. McDunnough, 1925).

3. При описании имаго и личинки тропического рода *Neophemeropsis* Ульмер поместил его в семейство *Potamanthidae*, показав этим, что родственные отношения он основывает на строении взрослой фазы, именно на жилковании крыла.

4. Наконец, в монографической сводке поденок североамериканской фауны (J. Needham, J. Traver and Y. Hsu, 1935) эта группа была помещена рядом с *Ephemeridae* и *Potamanthidae*, т. е. предпочтение отдаю крылатой фазе.

С тех пор как была выяснена самостоятельность семейства *Neophemeridae*, возник вопрос о принадлежности его к тому или другому

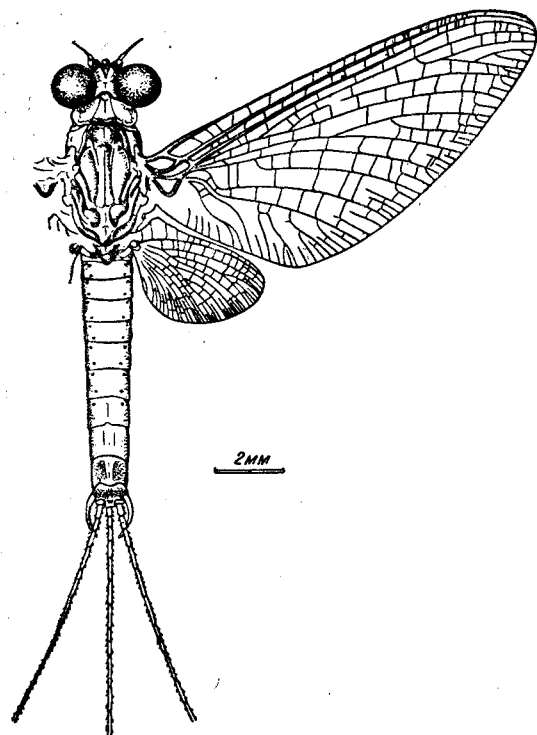


Рис. 1. *Potamanthus luteus* L., имаго, сверху; хвостовые нити изображены частично (рисунок Т. Н. Черновой)

надсемейству. В классификационной схеме Эдмундса и Травер (1954) мы находим это семейство рядом с *Caenidae*, в одном надсемействе *Caenoidea*. Такое систематическое положение не обсуждается авторами, но совершенно ясно, что указанные два семейства поденок объединены ими на основании внешнего сходства личинок.

Автор другой классификационной схемы — Демулен (1958) обсуждает надсемейственные группировки. Он помещает *Neophemeridae* в надсемейство *Ephemerioidea*, указывая, что жилкование крыльев *Neophemeridae* мало отличается от такового *Potamanthidae*. Характеризуя надсемейство, Демулен описывает также особенности личинок, говоря, что, кроме типа роющих личинок, существует и второй тип *Neophemeridae* с известными чертами строения жаберных листков. Демулен

считает жабры Neopermeridae сходными с таковыми некоторых Ephermerelloidea*: вторая пара элитрообразная и под ней на III—VI сегментах находятся полуовальной формы листки с длинной бахромой из выростов по краям. Далее он находит, что именно строение жаберных листков привело Эдмундса и Травер к тому, что они поместили Neopermeridae и Caenidae в одно надсемейство Caenoidea.

Ниже приводятся обе схемы в сокращенном виде (опущены роды).

Классификация Эдмундса и Травер (1954)	Классификация Демулена (1958)
Отряд Ephemeroptera	Отряд Ephemeroptera Подотряд Protphemeroptera Надсемейство Triplosoboidea Семейство Triplosobidae Подотряд Plectoptera Надсемейство Prottereismatoidea
Надсемейство Heptagenioidea	Семейства: Prottereismatidae Misthodotidae Eudoteridae Надсемейство Palingenioidea Семейства: MesepheMERidae Behningiidae Palingeniidae Надсемейство Ephemeroidea
Семейства:	Семейства: Euthyplociidae Polymitarciidae Ichthyobotidae Potamanthidae Ephemeridae Neopermeridae
Siphonuridae	Надсемейство Siphonuroidea
Isonychiidae	Семейства:
Oligoneuriidae	Siphonuridae
Heptageniidae	Baetidae
Ametropodidae	Надсемейство Oligoneurioidea
Baetidae	Семейства:
Надсемейство Leptophlebioidea	Isonychiidae
Семейства:	PaedepheMERidae
Leptophlebiidae	Oligoneuriidae
Ephemerellidae	Baetiscidae
Tricorythidae	Надсемейство Heptagenioidea
Надсемейство Caenoidea	Семейства:
Семейства:	Ametropodidae
Caenidae	Heptageniidae
Neopermeridae	Leptophlebiidae
Надсемейство Ephemeroidea	Надсемейство Ephermerelloidea
Семейства:	Семейства:
Behningiidae	Ephemerellidae
Potamanthidae	Tricorythidae
Euthyplociidae	Prosopistomatidae
Ephemeridae	Caenidae
Polymitarciidae	
Palingeniidae	
Надсемейство Prosopistomatoidea	
Семейства:	
Baetiscidae	
Prosopistomatidae	

В настоящей статье нельзя полностью рассмотреть систему отряда. Необходимо лишь кратко обсудить отношения группы семейств Ephermeroidea и семейства Caenidae.

Представители Ephermeroidea — крупные насекомые (длина те-

* Вероятно, он имеет в виду Teloganodes Eaton (Суматра, Ява).

ла 15—20 мм), имеющие две пары крыльев с полным жилкованием (рис. 1).

Явление редукции заднего крыла и сокращения жилкования здесь не выражено. Половой диморфизм в строении головы выражен слабо; глаза самцов по размерам больше глаз самок, но без ясного деления на два отдела. Переднегрудь хорошо развита, длинная. У большинства представителей четырехчлениковые форцепсы. Наибольшей специализацией обладают тропические Euthyplociinae и Campsiinae, у которых наблюдается редукция ног и члеников форцепсов.

Личинки различных Ephemeroidea имеют семь пар жабр; шесть пар находятся на II—VII сегментах, двуветвистые, перистые, расположены по сторонам тела или завернуты на тергиты брюшка; на I сегменте жабра редуцированная. Ротовые органы и ноги несут черты высокой специализации: личинки этих поденок принадлежат к хорошо известному роющему морфо-экологическому типу.

Представители Caenidae — мелкие насекомые (длина тела 3—5 мм) (рис. 2). Специализация в целом ряде особенностей достигает здесь крайнего предела. В строении головы половой диморфизм не вы-

ражен (у самцов и у самок глаза одного размера), но, несмотря на это, строение глаз трудно считать примитивным: они своеобразны, почти стельчатые (L. Berner, 1950). Задние крылья полностью отсутствуют; передние крылья широкие с очень небольшим количеством поперечных жилок. В связи с сильным развитием передних крыльев и отсутствием задних и одновременной редукцией заднегруды, среднегрудной отдел очень велик, широкий. У представителей Caenidae генитальные форцепсы высоко специализированы, одночлениковые, со слитыми половыми лопастями.

Личинки принадлежат к характерному морфо-экологическому типу крышечножаберных обитателей илистых грунтов. Ноги гомонимные, ходильные, покрыты волосками; длинные волоски имеются также и

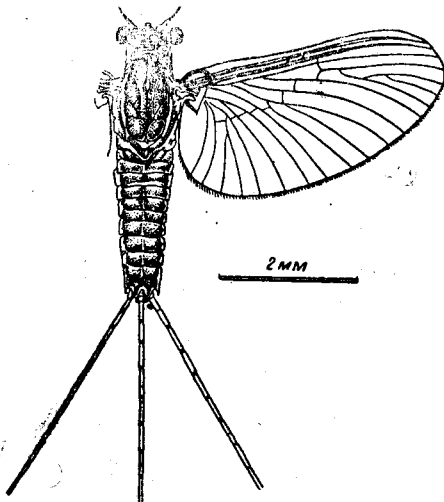


Рис. 2. *Ordella macrura* Steph., имаго, сверху; хвостовые нити изображены частично (рисунок Т. Н. Черновой)

на теле. Придонный образ жизни в условиях оседающего ила обусловил выработку защитных образований на жабрах. Жабры видоизменены и обладают защитным приспособлением. Первая пара жабр редуцированная, в виде небольшого тонкого отростка; вторая пара в виде очень крупных покровных образований — крышечек, целиком покрывающих нежные бахромчатые пластинки (жабры четырех сегментов III—VI). В строении ротовых органов отсутствуют черты какой-либо узкой специализации. Представители Caenidae являются поденками, наиболее далеко ушедшими в развитии от своего предкового типа.

Рассматривая в таком же плане представителей Neophemeridae, мы видим, что это поденки среднего размера (длина тела 9 мм, кроме одного вида — *N. purpurea* Grav., у которого длина тела 16 мм) (рис. 3). Две пары крыльев, имеющих жилкование, очень близкое к таковому Potamanthidae. Глаза самцов по размерам больше глаз самок, но деление на два отдела не выражено. Переднегрудь короткая, среднегрудь и брюшко умеренно широкие.

Личинки живут в реках с медленным и умеренным течением, среди корней и стволов затопленных наземных растений, а также в быстрых водах Аппалачских гор (L. Berner, 1956); в Литве личинки собраны в речках с обрывов камней и с корней прибрежных растений (Р. Казлаускас, 1959). Ноги и тело личинок в коротких и тупых, густо сидящих щетинках. Наличие жаберных крышечек придает сходство с *Caenis*. Ротовые органы не несут выступающих за край головы частей.

Таким образом, создается впечатление, что имагинальное строение близко к *Potamanthidae*, а личинки — к *Caenidae*. Но при более внимательном рассмотрении можно ясно заметить резкую обособленность этого семейства.

Прежде всего она заключается в указанном «несоответствии» строения личинки и имаго. Величина этих насекомых очень далека от размеров *Caenidae*, и их размеры также меньше, чем представителей *Ephemeroidea*. Своеобразие строения проявляется как в строении имаго, так и личинок. Голова, именно темя, взрослого насекомого шире, чем у представителей *Ephemeroidea*; передне- и среднегрудь и сегменты брюшка сравнительно широкие, однако не настолько, как у *Caenidae*. Личинки имеют габитуальное сходство с личинками *Ephemerelloidea*. Если не принимать во внимание закрывающие жабы крышечки, то внешне личинку нельзя было бы отличить от личинок *Ephemerella*. Плотные, темные покровы тела с короткими щетинками и даже окраска, особенно наличие темных поперечных полос на бедрах и голених всех пар ног, создают большое сходство с личинками *Ephemerella*. Кроме того, на хвостовых нитях имеются венцы шипов, сходных с таковыми *Ephemerella*. Сходство с *Ephemerella* в личиночных адаптивных признаках можно объяснить сходным образом жизни тех и других личинок. Четыре пары жаберных листов, находящихся под крышечками, отличны в своем строении от жаберных листов *Caenis*; первые три пары, кроме последней, четвертой, имеют при основании жаберной пластинки еще маленькую лопастику, несущую бахрому отростков. Таким образом, они двойные, у *Caenis* же все пластинки одиночные. Ротовые органы этих личинок своеобразного строения. Верхние челюсти похожи на таковые *Ephemerelloidea*, но внешний, режущий край представлен более крупными зубцами; простека также очень большая. У максилл и нижней губы имеются длинные, утончающиеся к концам своеобразные щупики. Максилла длинная и тонкая, на вершине оканчивается тремя зубцами. В нижней губе глоссы и параглоссы большие, почти равной величины, отделенные друг от друга; щетинки на нижней губе тупые и короткие. В общем ротовые части своеобразного строения.

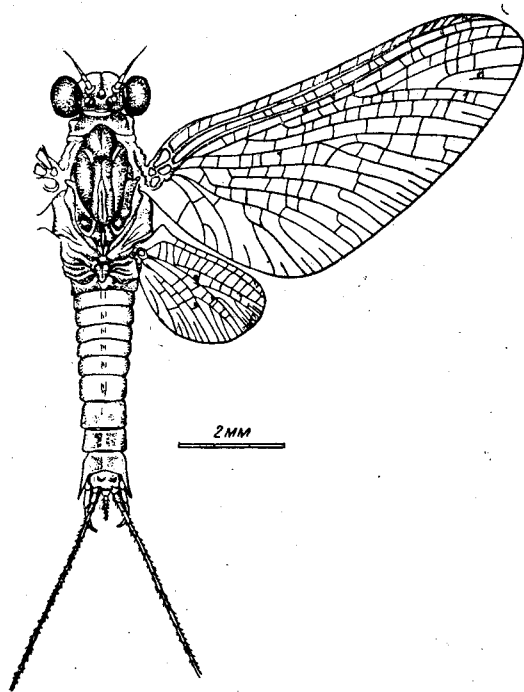


Рис. 3. *Neophemera maxima* Joly, имаго, сверху; хвостовые нити изображены частично (рисунки Т. Н. Черновой)

Указанные выше особенности показывают, что своеобразных черт строения у Neophemeridae значительно больше, чем сходных с Potamanthidae и Caenidae. Таким образом, Neophemeridae нельзя помещать ни в одну из указанных групп.

Несомненно, что Neophemeridae образуют самостоятельную группировку, равноценную Ephemeroidea и Caenoidea, т. е. особое надсемейство Neophemeroidea, superfam. nova.

ЛИТЕРАТУРА

- Казлаускас Р. 1959. Материалы по фауне поденок (Ephemeroptera) Литовской ССР с описанием нового вида *Eurylophella lithuanica* Kazlauskas, sp. n. и имаго *Neophemera maxima* (Joly). Vilniaus valstibinio v. Kapsuko Vardo Universiteto Mokslo darbai, XXIII, Biol., Geogr. ir. Geologia, VI.
- Berner L. 1950. The Mayflies of Florida. University of Florida Press. Gainesville.
- Berner L. 1956. The Genus *Neophemera* in North America (Ephemeroptera: Neophemeridae). Annals Entomol. Soc. of America, vol. 49, № 1, January.
- Burks B. D. 1953. The Mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois. Bull. Ill. Nat. Hist. Surv., vol. 26 (1).
- Demoulin G. 1958. Nouveau schéma de classification des Archodonates et des Ephéméroptères. Inst. royal des Scien. natur. de Belgique. Bull., tome XXXIV, no. 27, Bruxelles, septembre.
- Eaton A. E. 1883—1888. A Revisional Monograph of recent Ephemeridae or Mayflies. Trans. Linn. Soc. London, Sec. Ser. Zool., vol. 3.
- Edmunds G. F. Jr. and Traver J. R. 1954. An Outline of a Reclassification of the Ephemeroptera. Proc. ent. Soc. Wash., vol. 56, № 5, October.
- Joly E. 1871. Contributions pour servir à l'histoire naturelle des Ephemerines. Bull. Soc. d'Hist. Nat. de Toulouse, vol. 4.
- Lestage J. A. 1917. Contribution à l'étude des larves des Ephemerides palearctiques. Ann. Biol. Lacustre, vol. 8.
- McDunnough J. 1925. New Canadian Ephemeridae with notes, III. Canad. Ent., vol. 57.
- Needham J. G., Traver J. R. and Hsu Yin-Chi. 1935. The biology of mayflies. Ithaca.
- Traver J. R. 1931. A new mayfly genus from North Carolina. Canad. Ent., vol. 63.
- Ulmer G. 1920. Übersicht über die Gattungen der Ephemeropteren. Stett. Ent. Zeitung, Bd. 81.
- Ulmer G. 1939. Eintagsfliegen (Ephemeropteren) von den Sunda-Inseln. Archiv für Hydrobiolog., Suppl. Band, 16.

Рекомендована кафедрой энтомологии Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Поступила 3 мая 1960 г.